epizootological significance are postulated. The natural nidity, parasitic system and pathogenic mechanisms of the authoregulation for African Swine Fever are considered. Spreading and establishment of ASF natural nidity in Russia south are analysed. It is proposed that formed disease natural nidity in wild boars has vectorial potency as inicial source for infection at ASF outbreaks in domestic pigs.

Keywords: African Swine Fever, wild boar, veterinary biology, infectious diseases, natural nidity.

Литература

1. Бакулов И.А., Макаров В.В. Проблемы современной эволюции африканской чумы свиней // Вестник сельскохозяйственной науки. - 1990. - № 3. – С. 46-55.
2. Дикий кабан. http://ru.wikipedia.org/wiki/Sus_scrofa
3. Кульпин А.А. Особенности биотопического распределения и питания кабана (Sus scrofa L.) на севере Европейской части России // Вестник НГУ им. Н.И.Лобачевского. – 2008. - № 2. - С. 82-86.
4. Курнявко Н.Ю., Макаров В.В. Африканская чума свиней в Грузии // Международный вестник ветеринарии. – 2008. - №1. – С. 6-10.
5. Макаров В.В. и др. Популяционная структура вируса африканской чумы свиней по признаку количественной гемадсорбции // Вопросы вирусологии. – 1991. - №4. –С. 321-324.
6. Макаров В.В. Комментарий к современной ситуации по АЧС (по материалам ProMED) // Ветеринарный консультант. –2007. - №12. –С. 4-6.
7. Общая эпидемиология с основами доказательной медицины. Под ред. В.И.Покровского и Н.И.Брико. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2008.
8. Русаков О.С., Тимофеева Е.К. Кабан (экология, ресурсы, хозяйственное значение на Северо-Западе СССР). Л.: Изд-во ЛУ, 1984.
9. Состояние ресурсов охотничьих копытных животных, медведей, соболя, бобра, выдры и их добыча в РФ в 2003-2008 гг. (инф. материалы). М., 2009. – С. 16-27.
10. Эрмитлолл Юбхашини. Африканская чума свиней в Республике Маврикий // Ветеринарный консультант. -2008. - № 22. – С. 10-22.
11. Arias M., S nchez-Vizca no J. African Swine Fever. In: Trends in emerging viral infections of swine. ISU Press. 2002, p. 119–24.
12. Cochran database of systematic reviews, 1995.
13. Costard S. et al. African swine fever : how can global spread be prevented? // Phil. Trans. R. Soc. 2009, 364 (1530), 2683-2696.
14. Infectious diseases of wildlife: detection, diagnosis and management // Rev. sci. tech. OIE. – 2002. - 21 (1-2).
15. Livestock diseases and zoonoses // Phil. Trans. R. Soc. 2009, 364 (1530), 2637-2642, 2683-2707.
16. Office International des Epizooties-World Animal Health Information Database (WAHID) Interface.
17. Ruiz-Fons F. et al. A review of viral diseases of the European wild boar: effects of population dynamics and reservoirs viruses // Vet. J., 2008, 176, 158-169.
18. Wildlife husbandry and diseases // Rev. sci. tech. OIE., - 1996, -1.
19. Wilkinson P. The persistence of African swine fever in Africa and the Mediterranean // Prev. vet. Med. 1984, 2, 71-82.

Контактная информации об авторах для переписки
Макаров Владимир Владимирович, профессор кафедры ветеринарной патологии Российского университета дружбы народов, Москва
E-mail: vvm-39@mail.ru

Посвящается памяти
Бориса Александровича Тимофеева,
крупного российского ученого-паразитолога.

УДК 619:616.9:636.4

Макаров В.В., Сухарев О.И., Литвинов О.Б
(Российский университет дружбы народов, Департамент ветеринарии Минсельхоза России)

СИСТЕМА «КЛЕЩИ РОДА ORNITHODOROS-ВИРУС АФРИКАНСКОЙ ЧУМЫ СВИНЕЙ»: БИОЭКОЛОГИЯ, ВИРУСОЛОГИЯ, ЭПИЗООТОЛОГИЯ

Ключевые слова: африканская чума свиней, клещи рода Ornithodoros, трансмиссия.

Введение.

Складывающаяся в настоящее время эпизоотическая обстановка по АЧС в РФ может квалифицироваться как критическая. Только такая трактовка объясняет беспримерный рост числа случаев распространения болезни за пределы очевидной эндемии на юге страны на расстояния тысяч километров [Оренбург (2008 г.), Ленинградская область (2009 г.), дважды Санкт-

Петербург, дважды Нижегородская, Мурманская, Архангельская области (первый квартал 2011 г.)]. В целом вся РФ воспринимается в мире как непредсказуемо эндемичная территория, представляющая угрозу мировому свиноводству, прежде всего странам и регионам с высокой плотностью населения домашних свиней и диких кабанов, таким как Белоруссия, Украина, Прибалтика, Центральная Европа, Китай [4]. В этом положении чрезвычайно важным становится изучение кофакторов эндемии разной природы, синэргизирующих становление этого крайне опасного для РФ явления.

При анализе различных эпизоотий последнего периода очевидно, что главной движущей силой эпизоотического процесса как механизма формирования заболеваемости АЧС является не архаичная триада «источник → передача → восприимчивость», а пресловутый «человеческий фактор» [подробно см. 5]. Его определяющая роль в и без того малоизученной эпизоотологии болезни в реальностях проявления плохо воспринимается и оценивается в отечественной ветеринарии как отдельный, специфический элемент научного исследования, моделирования, эпизоотологического прогноза, за исключением патетических деклараций. Другим, не менее значимым кофактором является потенциал век-







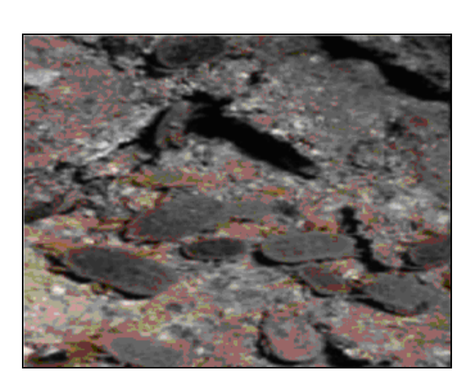






Рисунок 1. Клещи Ornithodoros sp. (фото google.ru).

торной трансмиссии инфекции с участием аргасовых клещей-орнитодорин в качестве переносчиков, относительно которого в отечественной ветеринарной вирусологии сведений вообще нет.

Вирус АЧС (Asfivirus) - единственный ДНК-содержащий арбовирус [14, 24]. Его исходные эволюционно-экологические взаимоотношения с хозяином и переносчиками в природе соответствовали структурно-функциональным закономерностям простой трехчленной замкнутой паразитарной системы [1, 3]. Настоящая работа имеет целью систематический анализ взаимоотношений «клещ-вирус», их значения в эпизоотическом процессе АЧС на основе синэкологического принципа познания явлений подобного рода и методологии доказательной ветеринарии и эпизоотологии.

Биоэкология клещей Ornithodoros.

Род клещей Ornithodoros (рисунок 1) - единственных беспозвоночных резервуаров АЧС в природе - входит в семейство Argasidae, одно из трех, составляющих подотряд (или надсемейство) Ixodida/ Metastigmata (еще два - клещи семейств Nuttalliellidae и Ixodidae). Аргазиды - мягкие, беспанцирные, убежищные формы клещей, иксодиды - жесткие, панцирные, пастбищные формы. Эти клещи самые крупные, сильно увеличивающиеся в размерах при насасывании крови (большая часть их идиосомы покрыта растяжимой кутикулой); голодные клещи обычно 2-3 мм длиной, сытые – 20-30 мм, их вес при этом увеличивается в 15-20 раз. К подотряду относится большинство клещей-переносчиков возбудителей инфекционных болезней человека и животных [1, 3, 7].

Аргасовые клещи встречаются во всех странах мира. В Северном полушарии обитают южнее 47^0 северной широты (в РФ от Ростовской и юга Волгоградской областей), с июльскими изотермами в Европе $20\text{-}50^0$, в Азии – $25\text{-}30^0$. В пределах ареала связаны с пустынными и полупустынными ландшафтами, в меньшей степени – степными. Особенно многочисленны в южных предгорьях РФ и поднимаются до 2900 м. Живут в открытых ландшафтах, внутри которых заселяют естественные или искусственные защищенные места обитания: обычно подземные пространства (землянки, пещеры, гроты, ниши под камнями и щели в скалах, траншеи, берлоги, логова, норы), гнезда, дупла, хозяйственные и жилые постройки, глинобитные стены, пыль земляных полов, мусор кормушек и т.п., где относительно стабильны микроклиматические условия для их существования [3, 7, 8].

В целом аргасовые клещи менее восприимчивы к возбудителям инфекций и имеют меньшее эпидемиологическое значение, чем иксодиды. Помимо вируса АЧС они являются переносчиками Borrelia anserine - возбудителя спирохетоза птиц в тропических и субтропических зонах с экстенсивным птицеводством, где распространены куриные орнитодорины, многих других боррелий, вызывающих возвратный клещевой тиф людей[1], риккетсий Кулихорадки, франсиселл, филярий [1, 3, 7].

Несмотря на множество видов, в патологии животных и человека основной интерес в контексте темы представляют африканские клещи O.moubata sensu stricto и евразийская группа O.erraticus.

O.moubata широко распростанен в засушливой южной трети Африки, отчасти в северном направлении через восточно-африканские страны и юго-западную Африку. Клещ экологически связан с природными очагами АЧС и биотопами бородавочников, постоянно обнаруживается в их норах. Его домашняя разновидность обитает в антропоценозах. Дикие образцы клеща более крепкие и имеют четкие характеристики по сравнению с домашними, которые могут быть их отдельной популяцией или расой. Хозяевами последних в африканских жилищах являются люди, собаки и домашняя птица. В ареалах является переносчиком вируса АЧС и B. duttonii.

O.erraticus на Пиренейском полуострове колонизировал главным образом свинофермы с открытым типом содержания на одомашненных территориях, вне связи со средой обитания диких кабанов. Клещей обычно обнаруживали в трещинах и щелях старых построек, в том числе на фермах, которые пустовали более пяти лет, и очень редко - в современных зданиях или за пределами свиноферм в норах грызунов в ограниченном диапазоне (не более 300 метров). Клещевая трансмиссия была дополнительным механизмом распространения и становления эндемии АЧС только в южных провинциях Португалии и Испа-

1 Возвратный клещевой тиф (эндемический возвратный тиф, возвратный клещевой спирохетоз, рекуррэнс) - группа острых инфекционных болезней, вызываемых различными видами спирохет, относящихся к роду Borrelia (B. duttonii, B. hispanica, B. persica, B. latyschewii, B. caucasica, B. sogdiana, B. uzbekistanica и др.). Встречается как эндемическое заболевание на территории РФ в Краснодарском крае, в республиках Средней Азии (Узбекистан, Киргизия, Таджикистан), Кавказа (Грузия, Армения, Азербайджан, Южная Осетия, Абхазия), в Европе, Африке, Северной Америке (включая Канаду и Мексику), Центральной Америке и некоторых регионах Южной Америки.

нии. Эти клещи также служат источником патогенной для людей B.hispanica в Европе.

Обитающие в Кавказском регионе аргасовые клещи, относящиеся к европейской группе erraticus (O.alactagalis, O.pavlovskyi и O.lahorensis), – потенциальные переносчики АЧС. По современным представлениям в Евразии только клещи этой группы способны переносить инфекцию. Если три указанных вида орнитодорин послужат подходящим вектором, контроль АЧС в регионе будет иметь непредсказуемые перспективы [10, 21, 24, 25].

Клещи Ornithodoros имеют биологические и экологические особенности, находящие принципиальное отражение в их паразитизме и эпизоотологии переносимых ими инфекций. Их жизненный цикл полифазный (один хозяин для каждой фазы питания), состоит из личинки, нескольких фаз нимфы (от 2 до 9, в зависимости от вида, эффективности питания, климатических условий), имаго. Продолжительность жизни взрослых клещей может быть чрезвычайно долгой, 5 лет и более без питания. Обычно представляют два морфологических типа - незрелый и взрослый, разделенные истинным метаморфозом. Эти клещи - гематофаги практически на всех стадиях развития, взрослые особи могут неоднократно питаться на разных хозяевах (от 1 до 10 раз). Полный цикл O.erraticus от яйца до взрослой особи в Испании и Португалии равен 2-4 годам. При благоприятных условиях, в субтропических областях цикл развития может быть совершен за период от 150 дней до года [3, 8, 21].

Активность клещей, как и всякая динамика биоценозов, варьирует в зависимости от сезона (температура и влажность). В субтропических и умеренных регионах, в частности, Европе они неактивны зимой и активизируются, когда минимальная температура среды достигает 10-15°С, с пиками в теплые месяцы. Клещей рода Ornithodoros отличает исключительная устойчивость к голоданию, при этом средняя кишка сохраняет определяемые белки крови хозяина не менее полугода. Они легко переносят интервалы между питанием от 3 до 5 лет с предполагаемым полным периодом жизни до 15 лет (в лабораторных условиях при максимальном голодании на всех фазах продолжительность цикла развития, включая жизнь взрослого клеща, достигает 25 лет с сохранением инфицирующей способности). За счет толерантности к кормлению для них характерна неравномерность, фазовая неоднородность развития популяции [3, 8, 10, 21].

Клещи-орнитодорины самостоятельно не перемещаются за пределы местообитания; рассеивание возможно только пассивным путем на короткие расстояния - прикрепившись к хозяину, при застревании в его шерсти или складках кожи, с переносом контаминированных мусора, отходов, утвари. Все аргазиды нападают на животных обычно ночью, подобно постельным клопам, когда те отдыхают или спят в убежище, их слюна обладает анестезирующим действием. Но как только животное становится активным, уходят с него, не рискуя, таким образом, быть вынесенными из укрытия. У некоторых видов при сосании крови интенсивно функционируют коксальные железы и лишняя вода тут же выводится в составе коксальной жидкости. Аргазиды в большинстве неспецифичны в выборе хозяина, сосут кровь рептилий, птиц и млекопитающих, мелких и крупных, нападают на человека [3, 7, 8].

Для питания кровью они быстро прикрепляются к хозяевам на короткое время, от 10 до 30 минут и возможно еще короче (за некоторым исключением), быстро насыщаются и отпадают, но длительно, несколько месяцев и лет, переваривают кровь до следующего кормления при дробном питании, сохраняя вирус. На месте укуса клеща остаются интенсивные красные пятна и, впоследствии, багровые «колечки» (рисунок 2). Краткость периодов питания имеет важное значение для биодинамики клещей, ограничивая и без того узкие возможности пространственного распространения и жизнеспособность локальных популяций, оптимизацию и частоту питания, требует относительной повсеместности прокормителей. Это компенсируется полигостальностью паразитирования - на конкретных примерах орнитодорины питаются на домашних свиньях, мелком рогатом скоте и птице, бородавочниках, диких и синантропных грызунах и птицах в гнездах, на людях. Этой же цели служит предпочтительная колонизация ими одомашненных агроценозов (поэтому их называют поселковыми, кошарными и т.п.), насыщенных потенциальными прокормителями, заселение различных помещений, преимущественно свинарников; в числе прочих случайных и альтернативных прокормителей свиньи служат основными хозяевами паразитов [3, 7, 8, 10, 21].

По экологическим характеристикам все аргасовые клещи из-за специфическо-



Рисунок 2. Интенсивные укусы клещей Ornithodoros (ухо свиньи) (фото tamu.edu.).

го состава их покрова являются ксерофилами, т.е. могут, по сравнению с панцирными клещами, существовать в пустынных условиях экстремально низкой влажности (< 20%) и высоких температур (65-75°С), эндофилами и нидиколами, т.к. заселяют защищенные места обитания (см. выше), где буферизируется влияние внешней среды и создается оптимальный микроклимат, и живут в среде обитания хозяина вместе с ним (в убежищах бородавочников и мелких млекопитающих, гнездах птиц, щелях свинарников, курятников, хлевов, стойл коров, овец, человеческого жилья с земляными стенами и полами, и т.п.), где их обычно и обнаруживают. Плотность заселения убежищ исключительно велика (в одной норе дикобраза было собрано 4000 клещей). Предпочтение среды обитания является более важным фактором, чем выбор хозяина, что, с учетом способности клещей Ornithodoros выживать без пищи многие годы, приводит к их очевидной повсеместности в ареалах [3, 7, 8].

Взаимоотношения «клещ-свинья».

АЧС в течение неопределенного времени сохраняется по экотипу природно-очаговой инфекции среди африканских диких свиней, преимущественно бородавочников (Phacochoerus sp.) (рисунок 3). Эти животные распространены в Восточной и Южной Африке, данная часть которой считается центром происхождения и традиционным нозоареалом болезни, а выделяемые здесь изоляты представляют все известное генотипическое многообразие вируса. Население бородавочников достигает высокой плотности (с кластерами до 30 голов на км2), именно они являются резервуарными хозяевами вируса. В результате эволюционной коадаптации в природно-очаговой закрытой трехчленной паразитарной системе «вирус-клещ-бородавочник» инфекция у них протекает бессимптомно, в персистентной форме (цикличная репродукция вируса в организме и высокая вирусемия), превалентность вирусоносительства и серопозитивности достигает 80% и более при выраженной очагово-территориальной неоднородности. В отличие от этого европейский дикий кабан (Sus scrofa), впервые «встретившийся» с АЧС в многочисленных эпизоотиях в Европе (Иберийский и Кавказский регионы, о.Сардиния, юг РФ), оказался высоко восприимчивым к спонтанной инфекции с острым течением и фатальным исходом [2, 4, 24, 25].

Открытие Sanchez-Botija в 1963 г. способности аргасовых клещей (в частности, европейской группы O.erraticus) воспринимать и передавать вирус домашним свиньям явилось важным моментом в эпизоотологии болезни и послужило основанием для отнесения возбудителя к экологической категории арбовирусов. Эта восприимчивость оказалась уникальной для клещей Ornithodoros sp., все остальные исследованные представители иных типов кровососущих и жалящих членистоногих не обладали векторной способностью. К тому же для иксодовых клещей механический перенос вируса АЧС маловероятен, т.к.

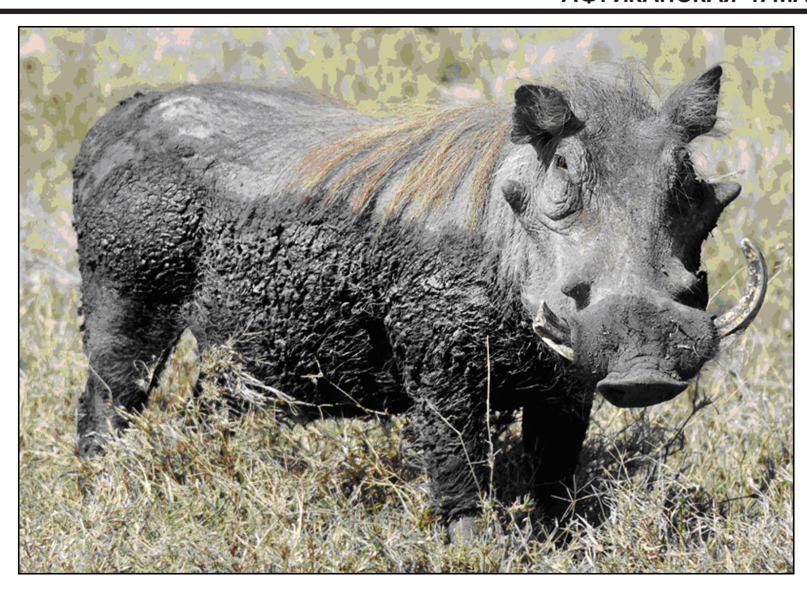


Рисунок 3. Африканский бородавочник (*Phacochoerus africanus*) (фото photodom.com).

эти клещи питаются на хозяине один раз, а затем отваливаются и линяют, а в тканях вылинявшего клеща вирус не сохраняется. Впоследствии, в работах Plowright и др. в 1969-1974 гг. и далее показана аналогичная восприимчивость O.moubata в Африке, O.turicata и O.coriaceus - в США, O.puertoricensis - в Карибском регионе. Экспериментальные данные о системе «вирус-клещ» при АЧС подтвердились обнаружением феномена в полевых условиях Африки и Европы с территориальным соответствием эпизоотологическим показателям (превалентность вирусоносительства и/или серопозитивности) [15, 23, 24].

АЧС у бородавочников встречается главным образом в норах, где сильны их симбиотические отношения с клещами O.moubata. Значение в естественной циркуляции инфекции других африканских диких свиней (например, Potamochoerus sp.) и представителей рода Ornithodoros маловероятно. Интенсивность инфестации нор, даже в ареалах аргасовых клещей, разнообразна по количеству и стадиям обнаруженных клещей, пропорциям заселенных нор, что зависит от активности бородавочников в этих норах. Цикл «бородавочник O.moubata» фактически ограничен регионами распространения клещей, установлен в большинстве южно- и восточно-африканских стран, но никогда не проявлялся за их пределами, в частности, в других неблагополучных зонах, где регистрируется превалентность АЧС у бородавочников, а также в Западной Африке [12, 13, 17, 22].

В эпизоотическом процессе АЧС в Европе наблюдался оппозитный цикл с участием клещей «домашние свиньи O.erraticus», только в условиях домашнего свиноводства. Их эпизоотологические связи с дикими кабанами в течение европейских эпизоотий ни разу не были определенно доказаны. Спонтанные контакты типа «зараженный клещ кабан» в естественной среде маловероятны, так как образ и условия жизни, местообитания и иные экологические предпочтения последних не совпадают с таковыми орнитодорин (см. выше), по аналогии с кустарниковыми и иными дикими африканскими свиньями, кроме бородавочников. Это может произойти лишь в исключительных случаях и без особых эпизоотических последствий, если кабаны совмещают стации с домашними свиньями, включая инфестированные помещения. В то же время периодические вспышки АЧС среди кабанов без участия клещевой трансмиссии нередки вследствие прямых, непрямых контактов со свободно содержащимися домашними, одичавшими и дикими свиньями в случае их заражения, особенно при поедании инфицированных трупов, например, на о.Сардиния и, вероятно, в Грузии и на юге РФ [4, 6, 10, 12, 21].

Система «клещ-вирус».

Общие принципы клещевой трансмиссии предполагают штаммовые (внутриви-

довые) различия переносчиков по способности к передаче инфекций различной этиологии, определяющее значение содержания возбудителя в крови, прямую зависимость инфицирования клещей от его уровня типа «доза-ответ» с заражающим порогом (обычно 10-100 ИЕ/мл). Возбудители распределяются в слюнных и коксальных железах, гемолимфе, репродуктивных тканях и кишечнике клещей. Важнейшие элементы трансмиссии - слюнные железы, огромные анатомические образования, играющие важную роль в биологии клеща, предназначенные прежде всего для образования цемента при кровососании, коксальные железы, секреты слюнных и коксальных желез, гемолимфа [1, 3].

Эффективная трансмиссия при АЧС предполагает, что клещи Ornithodoros легко инфицируются, питаясь кровью на больной свинье с вирусемией в пределах от 10^6-10^8 $ГАЕ_{50/мл}$[2]. Для инфицирования клеща некоторыми изолятами вируса достаточно 10-100 $ГАЕ_{50/мл}$, но установление персистентной инфекции у 50% клещей (эпизоотически оптимальный показатель) требует не менее 10^2-10^4 $ГАЕ_{50/мл}$. Эти данные согласуются с реальной кинетикой вируса в зараженном хозяине, с некоторыми вариациями для домашних свиней и бородавочников. Инфицированные новорожденные поросята могут демонстрировать более высокую вирусемию из-за иммунологической незрелости и таким образом способствовать инфицированию клещей, постоянно присутствующих в норах. Взрослые бородавочники и другие хозяева клещей, свободно посещающие месторасположения домашних свиней, могут действовать как пассивные транспортеры зараженных клещей из природных очагов и инициировать повторные вспышки АЧС с неопределенными по длительности интервалами [22, 23].

Кинетика вируса в организме клеща в течение внешнего инкубационного периода соответствует общей стадийности внутриклещевой инфекции: «фагоцитирующие (пищеварительные) клетки → гемолимфа →слюнные железы» с прогрессивным постадийным нарастанием титров. У экспериментально зараженных клещей включает стадии его первичной репликации в фагоцитах эпителия средней кишки в течение 15 дней, последующую генерализацию инфекции в другие ткани до 2-3 недель, вторичную репликацию в прогемоцитах, в соединительной ткани, коксальных, слюнных железах и репродуктивной ткани; самые высокие титры вируса - 10^4-10^6 $ГАЕ_{50/мл}$ обнаруживаются в двух последних субстратах. В естественных условиях эти показатели варьируют, хотя могут достигать $10^{4.3}$ $ГАЕ_{50/клещ}$ [15, 19, 24].

При изучении O.erraticus интенсивность экспериментальной инфекции уменьшалась у перорально зараженных клещей и возрастала у парэнтерально зараженных в гемоцель, что указывает на существования у них кишечного барьера. Персистентная инфекция с активной репликацией вируса наблюдалась в течение от нескольких месяцев до нескольких лет: в разных ситуациях вирус выделен от клещей через 4 месяца после вспышки АЧС, на заброшенной свиноферме спустя 2 года после искоренения инфекции, через 2 года после вспышки и 3 лет хранения в лаборатории без кормления, через 8 лет после инфицирования. Инфицированность клещей возрастала в реальных условиях в течение 8 месяцев после вспышки АЧС для взрослых и нимф в завершающей фазе, в то время как для низших фаз метаморфоза она снижалась. В последующие 16 месяцев наблюдений степень зараженности уменьшалась для клещей всех фаз. Темп снижения зараженности и продолжительность персистентной инфекции очевидно зависят от начального титра вируса в организме клещей и титра вирусемии у зараженных хозяев [9, 10, 15, 23].

Превалентность инфекции в популяциях клещей значительно различается в зависимости от эпизоотологических факторов. Среди африканских клещей, обитающих в свинарниках и норах бородавочников, показатель варьировал от 11-24% через несколько месяцев после вспышек АЧС до ординарных 1-3%. Аналогичным образом в естественных условиях в Португалии инфицированность O.erraticus колебалась от 43% во время вспышки инфекции до 0.5-6.4% через 30 с лишним месяцев после вспышек [9, 10, 15, 23].

Помимо описанного горизонтального пути клещевой трансмиссии и циркуляции АЧС с прямым участием свиней типа (i) «животные-хозяева с достаточной вирусемией → клещ → интактные хозяева», эффективность которого обеспечивается высоким титром вируса в слюнных железах клеща (см. выше), в системах «клещ-вирус» теоретически возможны другие пути и типы передачи вируса. В частности, - вертикальный (ii) «клещи ♀→ яйца (также за счет аналогично высокого уровня ви-

2 гемадсорбирующие единицы

руса в репродуктивной ткани клеща) → неполовозрелое потомство (личинки → нимфы) → взрослые клещи», горизонтальные (iii) «клещ ♂↔ клещ ♀ с половой передачей» и (iv) «инфицированные клещи разных фаз метаморфоза → то же интактные клещи с трансптиальной передачей при совместном питании на невиремичных или невосприимчивых природных хозяевах-прокормителях». Таким образом, по А.Н.Алексееву [1], пути циркуляции предполагают не только прямую, но и обратную передачу вирусов среди клещей (имаго → нимфы, нимфы → личинки), что значительно повышает устойчивость систем «клещ-вирус».

Межклещевая передача инфекции второго и третьего типов, без прямого участия свиней, установлена Plowright (1970-1974), Hess (1989) и др. как в эксперименте, так и однозначно в полевых условиях (для орнитодорин вообще типична вертикальная передача вирусов и риккетсий). Инфекция АЧС среди африканских клещей O.moubata распространялась половым путем, трансовариально и трансфазово с высоким коэффициентом передачи (60-90%) и кратным пофазовым ростом превалентности. Трансспермальная и далее трансовариальная передача дозозависима, в обратном направлении (от самок самцам) более редкая [16, 23].

Трансптиальный механизм (обмен вирусом со слюной) четвертого типа не изучался, хотя его вероятность нельзя исключать при высокой интенсивности инфестации, как это показано на рисунке 3. Более того, наряду со слюной выделяемый/удаляемый избыток жидкости фильтрационными коксальными железами в виде отфильтрованной гемолимфы (коксальной жидкости) - важный путь перезаражения клещей и клещевого заражения хозяина [1].

«Внесвиной» цикл с размножением вируса в клещах при многолетней продолжительности жизни O.moubata даже без кормления (5-10 лет) свидетельствует, что в традиционном юго-восточно-африканском нозоареале они могли служить естественными резервуарами АЧС. Вместе с этим в ряде исследований наблюдалось увеличение летальности персистентно инфицированных клещей, что использовано для объяснения случаев клиренса инфекции из некоторых популяций клещей в естественных условиях. Хотя взаимоотношения «клещ-вирус» на уровне популяций остаются неопределяемым, они, видимо, не безвредны для последнего на уровне организма; гибель, вымирание популяций клещей, не выдерживающих энергетических затрат на репликацию вируса, соответствует диалектике системного взаимодействия [1, 16].

У европейских клещей O.erraticus из всех этапов «внесвиной» циркуляции показана только трансфазовая передача, что, по-видимому, связано с вышеупомянутым кишечным барьером. Этот феномен может иметь критическое значение в эпизоотологии АЧС и потенциальном становлении природной очаговости болезни в евразийском ареале его распространения [14, 25].

Природная очаговость и эволюция АЧС.

В африканской природно-очаговой системе «клещи рода Ornithodoros - вирус АЧС» оба соактанта, по-видимому, претерпевают эпизоотологически значимые коадаптационные преобразования. Значительное теломерическое сходство геномов вируса АЧС и боррелий - первичных патогенов африканских мягких клещей, облигатно связанных с ними и образующих сбалансированную паразитарную систему, дает основание предполагать, что вирус тоже является первичным патогеном африканского клеща Ornithodoros и так же коэволюционирует с ним [18].

Отсюда вполне вероятно, что АЧС как инфекция животных могла произойти от членистоногих, имея в виду таксономические предпосылки и естественную связь с клещами. С учетом спонтанной паразитохозяинной роли клеток системы мононуклеарных фагоцитов (СМФ) в инфекционном процессе, гипотеза «клещевой первичности» в определенной мере совпадает с мнением о вирусе АЧС как исходном симбионте одноклеточных свободно живущих гетеротрофов и возможном заключительном этапе его филогенеза по пути «фагоцитирующие клетки членистоногих - основных хозяев ядерно-цитоплазматических икосаэдральных дезоксирибовирусов → клетки СМФ диких африканских свиней → то же других восприимчивых представителей семейства Suidae». В эпизоотологии универсальны такие ситуации перехода паразитов на новых хозяев с формированием новых паразитарных систем и возникновением новых болезней как одного из ведущих факторов эмерджентности, в данном случае становлением вируса АЧС - паразита фагоцитов членистоногих как зоопатогенного возбудителя [5].

Коэволюция вируса АЧС в естественных африканских резервуарах/хозяевах подтверждается своеобразием его экологического «поведения» в природных очагах и свойств изолятов из источников «бородавочник клещ». В частности, это касается восприимчивости клещей и репродукции в них вируса, в том числе при разных типах инфекции. Особое значение имеет наличие у этих изолятов дополнительных, специфичных последовательностей в левой терминальной области генома, кодирующих «фактор хозяинного диапазона» (host range determinant), необходимых для размножения в организмах клещей и бородавочников и не нужных для такового у домашних свиней. Среди последних снимается давление отбора для их сохранения в генотипе и они отсутствуют у изолятов из домашних источников; это особенно важно в плане вероятности эпизоотического возврата АЧС от домашних циклов к природным, прямого или через генетические рекомбинации при коинфекции тех же клещей, в том числе применительно к возможности участия в процессе европейских клещей и диких кабанов [14, 24].

Диверсификация вируса в системе «бородавочник↔клещ» выражается в интенсивной изменчивости генотипов, циркулирующих в Юго-восточной Африке, и концентрации в традиционном природно-очаговом нозоареале всего его известного генотипического репертуара (22 генотипа) - именно там, где в эпизоотологии АЧС ключевую роль играет сбалансированный природно-очаговый цикл. Значительное генетическое разнообразие в виде специфичных точечных мутаций по всей длине генома (вместо обычных для «организменного фильтра» вставок/делеций в области «фактора хозяинного диапазона») наблюдается среди прямых изолятов вируса от клещей, собранных в одних и тех же местах и даже норах бородавочников. Таким образом, именно естественное пассирование через африканских клещей O.moubata обусловливает диверсификацию вируса АЧС и увеличивает вероятность появления новых изолятов, вирулентных для домашних свиней

Напротив, все изоляты от домашних свиней из антропургических циклов генетически относительно стабильны. Многочисленные западноафриканские, европейские, центрально- и южноамериканские изоляты, включая выделенные от иберийских клещей O.erraticus в Европе, сохраняют в течение десятилетий генетическую однородность [14, 24, 25].

В отличие от непрерывной природно-очаговой циркуляции в системе «вирус АЧС ↔ O.moubata ↔ бородавочник» с прогрессирующей изменчивостью и созданием новых разновидностей (генотипов), несмотря на вовлечение в циклы европейских клещей-орнитодорин и диких кабанов, «домашние» изоляты неразличимы в пределах генотипа I в течение 50-летней истории распространения на трех континентах. Вероятной причиной этого служит сравнительно низкий репродукционный уровень инфекции среди домашних свиней (обычно вспышечный характер эпизоотического процесса), не обеспечивающий для изменчивости вируса необходимую интенсивность действия факторов эволюции (мутации, отбор, волны жизни, изоляция).

Контроль вектора.

Согласно фундаментальным исследованиям и реальному противоэпидемическому опыту акад. Е.Н.Павловского и его последователей [7] в местах, где живут аргасовые (убежищные) клещи, сохраняются стойкие природные очаги переносимых ими болезней. В старых, глинобитных поселениях Средней Азии аргазиды были обычны и размножались в несметных количествах. В ханской Бухаре ими были наполнены тюрьмы и «клоповые ямы», в которых узники насмерть высасывались полчищами клещей. Вместе с тем очаги, в частности, возвратного тифа в населенных местностях, были успешно ликвидированы путем благоустройства жилищ и истребительных мер. В светлых вентилируемых постройках аргазиды не селятся. В южных районах бывшего СССР обычен персидский клещ (Argas persicus), в борьбе которым эффективны обработки помещений фосфорорганическими акаротропными препаратами (хлорофос и др.).

В контексте противоэпизоотических мероприятий при АЧС значение клещей имеет очевидно двоякую и альтернативную трактовку. С одной стороны, в африканских традиционных природно-очаговых нозоареалах с моделью циркуляции инфекции «бородавочник ↔ клещ O.moubata», как и в других неблагополучных регионах континента с прямой передачей типа «бородавочник ↔ бородавочник ↔ домашние свиньи», борьба с переносчиками лишена всякого смысла в виду экологических причин, их незначительной роли в заболеваемости домашних свиней, чрез-

вычайно низкого социального уровня населения и практически отсутствия культуры свиноводства.

С другой стороны – европейская система «вирус-O.erraticus» как реальный, хотя и непервостепенный фактор распространения и становления эндемии АЧС в экстенсивном домашнем свиноводстве в ряде южных провинций Португалии и Испании, существенно усложнивший эпизоотическую ситуацию в Иберийском регионе. Так, в рамках реализации Координированной программы эрадикации АЧС в Испании, начатой в 1985 году, в отсутствие клещей на большей части неблагополучной территории с интенсивным свиноводством болезнь была ликвидирована всего за 4 года (к 1989 г.). В то же время в зонах с открытыми производственными системами, заселенными O.erraticus, на это потребовалось 10 лет (до 1995 г.). Таким образом, благоустройство помещений и закрытый тип ведения свиноводства во избежании контактов с клещами (и дикими животными) оказались весьма эффективными для минимизации инфекции вплоть до искоренения [24].

В принципе контроль инфестации клещами Ornithodoros значительно усложнен в виду их биоэкологических особенностей - продолжительной жизни, экстремальной устойчивости к голоданию, возможности иметь альтернативных хозяев, сокрытия глубоко в щелях зданий, где неэффективно распыление акарицидов. По существующему опыту и наблюдениям в полевых условиях, эффективного метода долгосрочного контроля не существует. Уничтожение орнитодорин в старых, инфестированных строениях обычно безуспешно; единственно надежными практическими мерами в настоящее время являются их полная ликвидация (сжигание), при невозможности - отказ от использования для содержания свиней, исключение в них доступа, если они находятся на территориях свободного содержания [3, 7, 8].

Другие меры и различные альтернативы нуждаются в дальнейшем исследовании. Предполагаются обработка свиней авермектином или хлорпирифосом, использование фумигации помещений метиленовым бромидом одновременно с распылением препаратов типа карбарила. Предпринимаются попытки создания антиклещевой вакцины на основе антигенных экстрактов слюнных желез, слепой кишки, других тканей клещей [20, 21, 24].

Опыт эрадикации АЧС в Испании показал, что только полное отсутствие контактов домашних свиней с клещами может гарантировать деконтаминацию реального объекта. Для полевого контроля инфестации в свинарниках были использованы сентинелизация и серологическое обследование свиней на наличие антител к антигенам слюнных желез клеща O.erraticus, показавшее высокую надежность их отсутствия при отрицательном результате [10, 11, 24].

В настоящее время исключительно актуальна проблема клещей Ornithodoros в Грузии и Армении в связи с распространением там АЧС. Наличие этих клещей внутри и вблизи мест содержания, кормления свиней, их способность служить вектором исследуется в рамках Проекта Технического Сотрудничества ФАО. Пока положительных свидетельств не найдено, как не выявлено и антител у диких кабанов [4, 24].

Заключение.

1. На первый взгляд очевидно, что современную эпизоотологию АЧС характеризуют два принципиальных, в определенной мере альтернативных цикла – природный в рамках замкнутой трехчленной, преимущественно простой паразитарной системы и «домашний» - с паразитарной системой преимущественно полузамкнутого двучленного, сложного (домашние свиньи и кабаны) типа [1, 3]. Генетическое многообразие и популяционная гетерогенность вируса АЧС в африканском природно-очаговом нозоареале соответствуют эволюционной классике - дрейфу генов в демах с формированием и сохранением природного пула генотипов в отсутствие отбора в паразитарной системе замкнутого типа. В исследованиях ВНИИ ветеринарной вирусологии и микробиологии давно отмечено косвенное подтверждение этому – невозможность серологической типизации и иммунной защиты пассажными культуральными вариантами для некоторых исходных высоковирулентных изолятов восточно-африканского происхождения, объясняемые предположением об их микст-природе. Такая гетерогенность природной, эпизоотической популяции вируса делает бесполезной вакцинопрофилактику. Вышедший же из природно-очагового дема не позднее середины прошлого века вирус генотипа I, вызывавший вспышки и эпизоотии преимущественно среди домашних свиней в Западной Африке, Европе, Центральной и Южной Америке, сохраняет генетическую стабиль-

ность именно в отсутствие перманентного, непрерывного дизруптирующего цикла «бородавочник клещ» согласно классическим представлениям [1] и статистической основы реализации факторов эволюции в соответствии с правилом усиления биосистемной интеграции И.И.Шмальгаузена (1968). В настоящее время такая же судьба, возможно, ждет вирус генотипа II в Грузии и далее по Кавказскому региону и всей РФ.

2. Вместе с этим синэкологический подход к анализу эпизоотического процесса АЧС позволяет выдвинуть практически значимую и перспективную гипотезу - заболевание не имеет объективных естественных механизмов спонтанного укоренения и независимой непрерывной циркуляции в домашнем свиноводстве (включая диких кабанов и клещей группы O.erraticus). Природный очаг, африканская экологическая ниша вируса «бородавочник клещ» – это устойчивая система, сбалансированная в течение продолжительной сопряженной коэволюции с хозяевами, требующая минимальных энергетических затрат для поддержания гомеостаза. Наоборот, эпизоотический процесс в «домашнем» цикле – новая, неустойчивая паразитарная система преимущественно двучленного типа [1, 3], функционирующая в соответствии с принципом внезапного усиления патогенности Ю.Одума (1975). Реальная, высоколетальная заболеваемость здесь представляет собой непредсказуемое вспышечное проявление за счет «искусственного» анazоотического распространения инфекции (свинина, трупы) типа «занос-вспышка» из очага в очаг согласно определению И.И.Елкиным (1960) эпидемического процесса как ряда связанных между собой заражением и возникающих один из другого эпидемических очагов. За счет политики стемпинг аут или летальности не возникает последствий в виде естественной непрерывной динамики эпизоотического процесса, спонтанного проспективного пассирования и циркуляции вируса, необходимых для отбора эпизоотических вариантов последнего и эволюции болезни в сторону биосистемной интеграции. Относительно низкая контагиозность АЧС в тривиальном эпизоотическом представлении с низкими индексами будет сопровождаться самоугасанием эпизоотического процесса.

В пользу гипотезы косвенно свидетельствует известная природа вирулентности вируса АЧС за счет наличия терминальных фрагментов генома и ее снижение путем крупных делеций последних при пассировании в гетерологичных системах (в частности, клетках Vero) [14, 24, 25].

3. Подтверждение и практическая реализация этой гипотезы возможны на основе анализа объективных фактических данных по статистике вспышек АЧС, всестороннего исследования экологии и оценок восприимчивости аутохтонных диких кабанов и клещей рода Ornithodoros в паразитарных системах с их участием на юге РФ.

Благодарность. Авторы выражают благодарность студентам ветеринарного отделения Российского университета дружбы народов Марии Азаровой и Дми-

Резюме: В статье рассматриваются биоэкологические характеристики клещей рода Ornithodoros, клещевая трансмиссия АЧС, система «клещ-вирус», значение природной очаговости в эволюции болезни и эпизоотическом процессе, подходы к контролю вектора.

SUMMARY

The bioecological characteristics Ornithodoros genus ticks, ASF as ticks borne infection, system “tick-virus”, natural nidity and evolution of the disease as well as epizootic process, the approaches to vector control are described and discussed in the paper.

Keywords: African Swine Fever, Ornithodoros genus ticks, transmission.

Литература

1. Алексеев А.Н. Система клещ-возбудитель и ее эмерджентные свойства. СПб., 1993. - 200 с.
2. Бакулов И.А., Макаров В.В. Проблемы современной эволюции африканской чумы свиней // Вестник сельскохозяйственной науки. - 1990. - № 3. - С. 46-55.
3. Балашов Ю.С. Кровососущие клещи – переносчики болезней человека и животных. Л., 1967. - 318 с.
4. Гаврюшкин Д.А., Макаров В.В. Африканская чума свиней в России и эпизоотологический риск для региона // Ветеринарная патология. - 2010. - № 2. - С . 88-97.
5. Макаров В.В. Африканская чума свиней. М., 2011, 269 с.
6. Макаров В.В., Сухарев О.И., Боев Б.В. и др. Дикий европейский кабан. Природная очаговость африканской чумы свиней // Ветеринария. - 2010. - № 9. - С. 24-28.
7. Павловский Е.Н. Руководство по паразитологии

человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней. Т.2. М-Л., 1948.
8. Филиппова Н.А. Фауна СССР. Паукообразные. Аргасовые клещи (Argasidae). Т.IV, вып.3. 1966. - 256 с.
9. Basto A. et al. Development of a nested PCR and its internal control for the detection of African swine fever virus (ASFV) in Ornithodoros erraticus // Arch. Virol. 2006. - 151. - P. 819-26.
10. Boinas F. et al. Characterization of pathogenic and non-pathogenic African swine fever virus isolates from Ornithodoros erraticus inhabiting pig premises in Portugal // J. Gen. Virol. 2004. - 85. - P. 2177-2187.
11. Canals A. et al. Evaluation of an enzyme-linked immunosorbent assay to detect specific antibodies in pigs infested with the tick Ornithodoros erraticus (Argasidae) // Vet. Parasitol. 1990. - 37. - P. 145-153.
12. Costard S. et al. African swine fever: how can global spread be prevented? // Phil. Trans. R. Soc. 2009. - 364. - 1530. - P. 2683-2696.
13. De Tray D. African swine fever. // Adv. Vet. Sci. 2008. - 8. - P. 299-333.
14. Dixon L. et al. African swine fever virus. In «Animal viruses molecular biology». Caister AP. 2008, pp. 457-521.
15. Greig A. The localization of African swine fever virus in the tick Ornithodoros moubata porcinus // Arch. Gesainte. Virusforsch. 1972. - 29. P. 240-247.
16. Hess W. et al. Clearance of African swine fever virus from infected tick (Acari) colonies // J. Med. Entomol. 1989. - 26. - P. 314-317.
17. Heuschele W., Coggins L. Epizootiology of African swine fever virus in warthogs // Bull. Epizoot. Dis. Afr. 1969. - 17. - P. 179-183.
18. Hinnebusch J., Barbour A.G. Linear plasmids of Borrelia burgdorferi have a telomeric structure and sequence similar to those of a eukaryotic virus // J. Bacterol. 1991. - 173. - P. 7233-7239.
19. Kleiboeker S. et al. African swine fever virus replication in the midgut epithelium is required for infection of Ornithodoros ticks // J. Virol. 1999. - 73. - P. 8587-8598.
20. Manzano-Roman R. et al. Purification and characterization of a 45-kDa concealed antigen from the midgut membranes of Ornithodoros erraticus that induces lethal anti-tick immune responses in pigs // Vet. Parasitol. 2007. - 145. - P. 314-325.
21. Oleaga-P rez A. et al. Distribution and biology of Ornithodoros erraticus in parts of Spain affected by African swine fever. Vet Rec. 1990. - 13. - 126. - P. 32-37.
22. Parker J. et al. The epizootology of African swine fever in Africa // Vet. Rec. 1969. - 85. - P. 668-674.
23. Plowright W. African swine fever. In «Inf. Dis. of Wild Mammals». 2-nd ed. Iowa State University Press. 1981, pp. 178-190.
24. Scientific review on African Swine Fever. By J.S nchez-Vizca no et al. CFP/EFSA/AHAW/2007/2. - 2009. - 141 p.
25. Sanchez-Vizcaino J. African swine fever. In «Diseases of Swine», 9-th ed. Blackwell Publishing. 2006, pp. 291-298.

Контактная информации об авторах для переписки
В.В.Макаров, доктор биологических наук, профессор, vvm-39@mail.ru
О.И.Сухарев, доктор ветеринарных наук, Российский университет дружбы народов,
О.Б.Литвинов, доктор ветеринарных наук, профессор, Департамент ветеринарии Минсельхоза России

УДК 619:616.22

Клименко А.И., Миронова Л.П., Карташов С.Н., Ермаков А.М., Миронова А.А.
(ГНУ СКЗНИВИ Россельхозакадемии)

АФРИКАНСКАЯ ЧУМА СВИНЕЙ В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Ключевые слова: африканская чума свиней

Сегодня Россия обеспокоена одной общей проблемой – африканской чумой свиней, которая наносит огромный ущерб сельскому хозяйству и экономике страны в целом.

В Ростовской области первый очаг чумы официально был зарегистрирован в конце сентября 2009 г. в ЗАО им. Ленина Цимлянского района.

Первичный занос вируса АЧС на территорию Ростовской области произошел зимой 2009 года с живыми свиньями со Ставрополья, перемещавшимися по подложным документам из Калмыкии. Об этом свидетельствует наша февральская экспертиза о его наличии в селезенках этих свиней, задержанных в Цимлянском районе, убитых на мясокомбинате «Орион» в Зимовниках. Что подтвердили и письма с результатами служебного расследования, подписанные Н.А.Власовым и С.А. Данквертом. Оттуда же он попал и в Сальск в марте 2010г., тем же путем в Цимлянский, Константиновский, Морозовский, Ремонтненский, Веселовский районы.

В то время не было должного осозна-